

Propuesta de utilización de ensayos de procedencias de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco como material de base para la obtención de material forestal de reproducción

E. Merlo*, R. Díaz, R. Zas y J. Fernández-López

Centro de Investigaciones Forestales y Ambientales de Lourizán. Departamento de Producción Forestal.
Apdo. 127. 36080 Pontevedra. España

Resumen

Se propone la utilización de ensayos de procedencias de *Pseudotsuga menziesii* como material de base para la producción de semilla, tras la selección de los mejores fenotipos. El estudio se desarrolló sobre ocho ensayos de procedencias localizados en el Norte de España, utilizando los datos de crecimiento a los 16-18 años de edad. Se realizó un análisis de varianza individualizado en cada parcela y se calculó la descomposición de la varianza fenotípica. Se estimó el potencial de ganancia por selección de procedencias y las heredabilidades entre y dentro de procedencias. Además en cada parcela se analizó la diferenciación entre procedencias y la variabilidad genética dentro de ellas. Se calcula la ganancia esperada para tres escenarios distintos de selección: a) dentro de procedencias, b) entre y dentro de procedencias y c) selección masal. En algunas parcelas se consigue más de un 20% de ganancia seleccionando entre y dentro de procedencias, duplicando a los otros escenarios de selección. Los parámetros analizados, junto con la ganancia esperada, el estado actual de supervivencia en cada parcela y la calidad de estación afectarán al método de actuación propuesto en cada caso. De los 8 ensayos analizados, 7 de ellos se proponen como material de base y uno como parcela de conservación. En 5 se proponen claras selectivas ajustadas al método de selección elegido y en las otras 3 claras sistemáticas para mantener el diseño y continuar las mediciones de crecimiento.

Palabras clave: *Pseudotsuga menziesii*, variación entre y dentro de procedencias, ganancia por selección, masas productoras de semilla.

Abstract

Possibility of using the *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco provenance tests as local seed sources

In this paper we discuss the possibility of using the *Pseudotsuga menziesii* provenance tests after selecting the best phenotypes as local seed sources. The study was conducted on eight provenance tests located in northern Spain using 16-18 yr-old growth data. A variance analysis was used to decompose the phenotypic variance at each site. The potential gain through provenance selection and the heritabilities within and among provenances were estimated. The differentiation among provenances and the genetic variability within them were also analyzed. Predicted gain was estimated for three different selection methods: a) within provenance selection, b) within and among provenance selection and c) mass selection. For some sites, predicted gain was over 20% using option b) and doubled that of the other selection methods. The proposed selection method for each site varied in relation to the estimated gains, the actual survival and the site quality. Seven out of the eight studied tests are proposed as base material for seed production, whereas the remainder one is proposed as a gene conservation site. Selective thinning is proposed in five sites while systematic thinning is recommended in the other three sites in order to maintain the experimental design to enable further measurements.

Key words: *Pseudotsuga menziesii*, within and among provenances variability, genetic gain, local seed source.

Introducción

Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco es una especie de crecimiento rápido con madera de alta calidad

y cuya utilización como especie de repoblación en España está aumentando en los últimos años. Es la primera especie de repoblación en Europa (Kleinschmit y Bastien, 1992) y en España existen aproximadamente 30.000 ha repartidas en todo el norte de la península, principalmente País Vasco, Cataluña, La Rioja, Navarra y Galicia (Bailly *et al.*, 1997).

* Autor para la correspondencia: emerlo.cifal@siam-cma.org
Recibido: 04-05-04; Aceptado: 13-09-04.

El programa de mejora de esta especie se inició en España en 1978 con la instalación de un ensayo de procedencias IUFRO de *Pseudotsuga menziesii*, compuesto por una red de 16 parcelas instaladas en el norte de la Península Ibérica. La evaluación de parámetros de crecimiento a distintas edades (5, 10, 15 años) en dichas parcelas ha permitido caracterizar el comportamiento de las procedencias de esta especie en nuestro país, determinar las procedencias que mejor se adaptan a nuestras condiciones y recomendar procedencias para la importación de semilla (Toval Hernández *et al.*, 1993; Vega Alonso *et al.*, 1993; 1998; Merlo, 2002; Zas *et al.*, 2003). En estos ensayos se ha observado una alta correlación juvenil-adulto que posibilita realizar selección temprana de las procedencias sin pérdida de ganancia (Merlo, 2002; Zas *et al.*, 2004).

La última finalidad del plan de mejora de esta especie es la obtención de material forestal de reproducción adaptado a las condiciones de uso a partir de materiales de base (Directiva CE 1999/C 199/01, el RD 289/2003). Actualmente en España no existe ningún material de base certificado para la obtención de material forestal de reproducción de *Pseudotsuga menziesii*. Las repoblaciones se están realizando con material procedente de semilla de la zona de origen, o bien con material de reproducción de rodales selectos y huertos semilleros europeos. En algunas zonas como Galicia se ha observado una gran variabilidad de comportamiento entre plantaciones e incluso entre individuos dentro de la misma población (Zas, 2001).

La utilización de un material seleccionado implica una ganancia en los parámetros de selección que depende de la variación genética representada en la población sobre la que se selecciona, de la uniformidad de las condiciones del medio en que se desarrolla dicha población, de la intensidad de la selección y del control genético de los caracteres que se pretenden mejorar. El nivel de procedencia es el mínimo nivel de selección y por tanto la ganancia asociada será pequeña. En el caso de especies alóctonas, algunos autores aseguran que la efectividad de la selección es mayor si se realiza en masas dentro de la región de introducción de la especie, ya que de esta forma se asegura la adaptación del genotipo seleccionado a las condiciones locales de uso (Eriksson y Ekberg, 2001). En algunas poblaciones europeas de Douglas, tras una selección natural y selvícola, se consigue aumentar la adaptación a las condiciones en las que prevalecen dichas masas, especialmente en parámetros fenológicos. En Alemania se ha demostrado una mejor adaptación a los

climas locales de las poblaciones de *Pseudotsuga menziesii* obtenidas a partir de semilla recogida en rodales semilleros europeos, formados por una mezcla de procedencias de Oregón, que con semilla directamente importada de las zonas de origen (Ferraris, 1993; Kleinschmit y Svolba, 1997). Kleinschmit y Svolba (1997) observaron una mayor resistencia al frío y a ciertas plagas de las procedencias locales respecto a las procedencias americanas, producida por selección natural en una sola generación. Las poblaciones de origen mantienen una considerable variabilidad a nivel individual dentro de las procedencias y esto hace que cuando dichas poblaciones se transfieren a un nuevas condiciones ecológicas, ciertos de esos individuos sobrevivan y se adapten mejor que otros por selección natural (Kleinschmit y Bastien, 1992).

La posibilidad de utilizar los ensayos de procedencias para la obtención de semilla comercial fue propuesta inicialmente por Nanson (1972). Según Alía *et al.* (1999a) la semilla de estos ensayos podría utilizarse, dentro de un ámbito local, una vez finalizado el periodo de vigencia de la parcela y tras la eliminación de las peores procedencias. Otros autores destacan el interés de estas masas como productoras de semilla y ponen especial atención a que no existan problemas de contaminaciones polínicas externas (Eldridge, 1995; Kwesiga, 1994).

En este estudio se plantea la utilización de algunas parcelas de la red de ensayo de procedencias IUFRO de *Pseudotsuga menziesii* en España como material de base para la obtención de semilla. Sobre cada ensayo se estudió la capacidad productiva de la especie según tablas de producción europeas y se analizó la diferenciación genética entre procedencias y la variabilidad genética dentro de ellas. Además se propone el método de clara más apropiado en cada parcela basándose en el potencial de ganancia genética esperada, en variables de crecimiento, para distintos métodos de selección y valorando el interés de que permanezcan como ensayos para futuras evaluaciones.

Material y Métodos

El trabajo se desarrolló sobre los 8 ensayos de procedencias IUFRO de *Pseudotsuga menziesii* que perduran en la actualidad en el norte de España (Tabla 1; Figura 1) de los 16 inicialmente instalados. La procedencias representadas en cada parcela son variables en número y área de distribución en la zona de origen (Fi-

Tabla 1. Caracteres generales de los ensayos de procedencias presentes actualmente en el norte de España

Parcela	Fecha de plantación	Altitud	Lat.	Long.	Provincia	N.º Pr.	N.º B.	n/UE	S (m ²)	N.º/ parcela
Ataun	Mar. 1980	750	42.97	2.18	Guipúzcoa	15	3	81	32.805	2.666
Ochagavía	Mar. 1980	900	42.92	1.05	Navarra	33	3	81	72.171	6.618
Salinas	Mar. 1980	900	42.98	2.54	Guipúzcoa	15	3	81	32.805	1.190
Bande	Dic. 1979	900	42.03	7.95	Ourense	22	3	81	48.114	3.867
Carballa	May. 1978	1.360	42.28	6.97	Ourense	87	3	25	58.725	3.221
Conforcal	Abr. 1981	850	43.12	5.88	Asturias	18	10	5	12.150	586
Gallina	Abr. 1981	600	43.18	5.84	Asturias	22	3	81	26.244	806
Vecilla	Abr. 1981	1.160	42.82	5.36	León	12	3	81	19.683	1.161

Nº Pr: representa el número de procedencias en la parcela. N.º B.: número de bloques del diseño experimental. n/UE: número inicial de árboles por unidad experimental. S: superficie de la parcela. N.º/parcela: número de árboles presentes en la parcela en la última medición.

gura 4), existiendo un bajo número de procedencias comunes en el total de los ensayos. La descripción completa de estos ensayos y de las procedencias analizadas en cada uno de ellos puede encontrarse en Zas *et al.* (2003) y Toval Hernández *et al.* (1993).

El número de árboles existente en cada parcela en la última edad de medición se reducía a un tercio del inicial en Salinas y Gallina por efecto de una clara y una elevada mortalidad, respectivamente. En Carballa, Conforcal y Vecilla han sobrevivido el 50%, 56% y 64% de los árboles en la parcela, respectivamente. En las otras tres parcelas la supervivencia supera el 80%.

En cada parcela se estimó la calidad de estación utilizando las tablas de producción inglesas existentes para esta especie (Hamilton y Christie, 1971). Dichas tablas diferencian ocho calidades de estación, siendo la inferior la calidad 12 y la superior la 24. Para ello

se calculó la altura dominante de la masa (100 mejores árboles por ha) a partir de los datos de altura de la última medición de las parcelas (16-18 años).

En cada parcela se llevó a cabo un análisis individualizado a partir de los datos medios por unidad experimental (UE) de la variable altura, salvo en Ataun, Ochagavía y Salinas que el análisis se realizó para la variable diámetro por no existir datos de altura de todos los árboles. El modelo del análisis fue:

$$Y_{ij} = \mu + P_i + B_j + e_{ij}$$

donde Y_{ij} es el valor medio de la variable en la unidad experimental ij , μ es la media global, P_i es el efecto de la procedencia i , B_j es el efecto del bloque j y e_{ij} es el error experimental. Se consideró el bloque factor fijo y la procedencia factor al azar. A partir del modelo se calculó la varianza entre procedencias (σ^2_p) y la va-

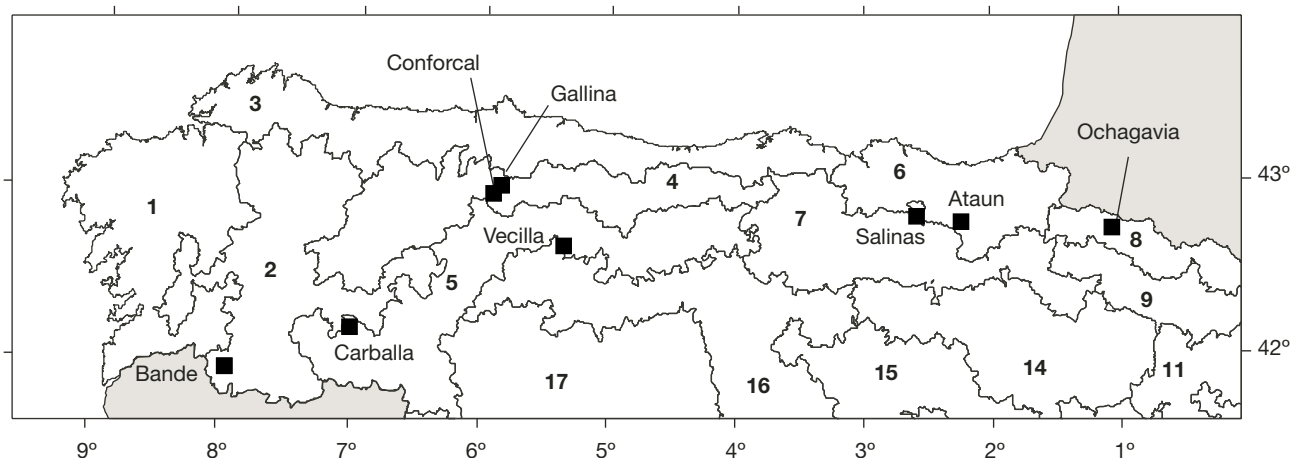


Figura 1. Localización de las parcelas de ensayo de procedencias IUFRO de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco que existen en la actualidad en el norte de la península. Las divisiones representan las Regiones de Identificación y Utilización de Material Forestal de Reproducción (RIU).

rianza del error del modelo (σ_e^2). Además se calculó la varianza dentro de la procedencia (σ_D^2), es decir la varianza dentro de las unidades experimentales (Stoncypher, 1992) mediante la fórmula:

$$\sigma_D^2 = \frac{\sum_{i=1}^{NP} \sum_{j=1}^{n_i} (x_{ij} - \bar{x}_i)^2}{\sum_{i=1}^{NP} (n_i - 1)}$$

donde NP es el número de unidades experimentales en la parcela, n_i es el número de árboles en la UE i , x_i es el valor medio en la UE i , y x_{ji} es el valor del árbol j en la UE i .

La varianza fenotípica se define como:

$$\sigma_F^2 = \sigma_P^2 + \sigma_D^2 + \sigma_e^2$$

Para estimar la posibilidad de mejora por selección de procedencias en la parcela se utilizó la relación (K_1) entre la varianza de la procedencia y la varianza residual (Alía *et al.*, 1999a). Al haber realizado el análisis a partir de los datos medios por UE se consideró varianza residual a la suma de la varianza del error del modelo y la varianza dentro de la procedencia (Stoncypher, 1992), siendo entonces K_1 :

$$K_1 = \frac{\sigma_P^2}{\sigma_e^2 + \sigma_D^2}$$

El valor de heredabilidad (o repetibilidad) de la procedencia se calculó en base a las medias por procedencia (Hill *et al.*, 1998, p. 125) según la fórmula:

$$h_p^2 = \frac{\sigma_P^2}{\sigma_P^2 + \sigma_e^2 / b + \sigma_D^2 / n'}$$

siendo b el número de bloques, y n' la media armónica del número de árboles por unidad experimental.

La heredabilidad individual h^2 no fue posible estimarla dado que el diseño de las parcelas no tiene estructura de progenie. Para realizar los cálculos se consideró un valor de h^2 de 0,2 en función de los resultados obtenidos para heredabilidad de crecimiento en altura para edades similares en ensayos de progenie de esta especie (Campbell *et al.*, 1986; Johnson *et al.*, 1997; Sorensen and White, 1988; St Clair, 1994). La heredabilidad dentro de procedencias se obtuvo como modificación de la heredabilidad individual (Falconer, 1989) según la fórmula:

$$h_D^2 = \frac{1-r}{1-t} \cdot h^2$$

donde t es la correlación intraclase (entre fenotipos dentro de la misma procedencia) igual a la varianza entre procedencias dividido entre la varianza fenotípica en base a valores individuales (Falconer, 1989, p. 234):

$$t = \frac{\sigma_P^2}{\sigma_P^2 + \sigma_e^2 + \sigma_D^2}$$

y r es el coeficiente de correlación teórica (o coeficiente de parentesco), que representa el grado en que están emparentados en el ensayo los árboles de una misma procedencia. Este coeficiente toma el valor de 0,5 entre hermanos completos, de 0,25 entre medios hermanos, y de 0 entre árboles no emparentados (Verryn *et al.*, 2002). En nuestras parcelas, la semilla de cada procedencia fue recogida de 15 árboles distanciados 100 metros entre sí (Kleinschmit y Bastien, 1992) que suponemos no emparentados, dado el bajo grado de parentesco típico de rodales naturales de coníferas (eg González Martínez *et al.*, 2003). Entre las semillas recogidas de una misma madre consideramos un nivel de parentesco de 0,3, al ser semillas obtenidas por polinización abierta (Campbell *et al.*, 1986). La probabilidad de que dos árboles del ensayo dentro de una unidad experimental ($n=81$) provengan de la misma madre (de entre 15 árboles sobre los que se recogió) sería: $[(81/15)-1]/(81-1)=0,055$. Así se estimó el nivel de parentesco de los árboles del ensayo pertenecientes a una misma procedencia como $0,3 * 0,055 = 0,016$.

Además se analizó en cada una de las parcelas la diferenciación entre procedencias para los caracteres de crecimiento utilizando la aproximación de Kremer *et al.* (1997) a partir del parámetro Q_{st} que queda definido en este caso mediante la fórmula:

$$Q_{st} = \frac{\sigma_P^2}{\sigma_P^2 + 2 \cdot h^2 \cdot (\sigma_e^2 + \sigma_D^2)}$$

La diversidad dentro de procedencias se calculó a partir del coeficiente de variación ($CV\%$) definido como:

$$CV\% = 100 * \frac{\sqrt{\sigma_D^2}}{\mu}$$

siendo μ el valor medio de la variable en la parcela.

Estimación de ganancias por selección dentro de los ensayos

La ganancia esperada se calculó en función de la intensidad de selección y la heredabilidad (Falconer,

1989, p. 235) por tres métodos de selección distintos. En todos los casos el número final de futuros pies semilleros a dejar en el rodal se fijó entre 100 y 150 árboles/ha, calculando en cada parcela el número de pies que sería necesario dejar en cada UE para alcanzar dicha densidad. La selección se realizó a partir de los datos de altura (o diámetro en el caso de Ataun, Ochagavía y Salinas) de la última medición. Los tres métodos de selección comparados fueron los siguientes:

Selección de los mejores árboles en todas y cada una de las procedencias

Con este método se mantienen todas las procedencias y la estructura de diseño del ensayo. La selección se realiza dentro de cada unidad experimental. Se estimó el número de pies por UE que deberían seleccionarse para alcanzar la densidad final deseada. Se calculó la media armónica del número de árboles por UE en la parcela y la intensidad de selección se obtuvo en base a este valor a partir de las tablas de intensidad (Verry et al., 2002). La ganancia esperada por selección dentro de las procedencias se estimó según la fórmula:

$$G_D = i_D \cdot \sigma_D \cdot h_D^2$$

siendo i_D la intensidad de selección dentro de procedencias.

Selección combinada de los mejores árboles dentro de las mejores procedencias

Esta selección permite continuar la evaluación de otros parámetros sobre aquellas procedencias de mayor interés en la parcela. Se seleccionaron las procedencias con crecimiento superior al crecimiento medio en la parcela. Se estimó la media armónica del número de árboles por UE en las procedencias seleccionadas y se calculó el número de pies por UE que era necesario dejar para alcanzar la densidad deseada. La intensidad de selección dentro de procedencias se calculó respecto a dicho número. La ganancia total esperada se estimó por la suma de ganancia por selección entre procedencias y dentro de las procedencias, según la fórmula descrita en Falconer (1989):

$$G = i_P \cdot \sigma_P \cdot h_P^2 + i_D \cdot \sigma_D \cdot h_D^2$$

siendo i_P la intensidad de selección entre procedencias.

Selección masal de los mejores árboles en la parcela, sin tener en cuenta la procedencia

Desaparece el diseño del ensayo sin que sea posible continuar la evaluación de las poblaciones representadas. La selección se realiza por separado en cada bloque, para conseguir un reparto más homogéneo de árboles en la parcela. En base a la superficie del bloque se estimó el número de árboles que era necesario dejar para alcanzar el rango de densidad deseada. Se calculó la media armónica de árboles por bloque y la intensidad de selección se estimó en base a dicho número. La ganancia esperada se calculó mediante la fórmula:

$$G = i \cdot \sigma_i \cdot h^2$$

siendo i la intensidad de selección masal, σ_i la desviación típica total calculada para el total de árboles de la parcela y h^2 la heredabilidad individual.

Con el fin de considerar el posible error cometido al asumir el valor de heredabilidad individual igual a 0,2, se analizó la sensibilidad de las estrategias de selección al valor de h^2 para valores entre 0,1 y 0,4.

Resultados

Las parcelas con una mayor capacidad productiva para la especie, según las tablas de producción británicas, fueron Ochagavía y Ataun (CB = 22-24), seguidas de Bande y Conforcal (CB = 16-18). En Salinas, Gallina y Vecilla la calidad de estación fue menor (Tabla 2).

Tabla 2. Calidad de estación en las parcelas de ensayo de *Pseudotsuga menziesii* y número de procedencias en cada parcela con valores de crecimiento superiores a la media del ensayo ($P > m$)

Parcela	Última edad de medición	H ₀	CB	p _{>m}
Ataun	16	1.250	24	10
Ochagavía	15	1.159	22	19
Salinas	16	916	14	0
Bande	16	931	16	10
Carballa	18	401	<12	0
Conforcal	17	1.117	18	9
Gallina	17	943	14	9
Vecilla	17	909	14	6

H₀: altura dominante en la última edad de medición. CB: calidad productiva según tablas de producción británicas (Hamilton y Christie, 1971) en la última edad de medición.

Carballa está fuera de estación para la especie con valores por debajo de la clase de inferior calidad, con una altura dominante de 4 metros a los 18 años de edad.

Los componentes de la varianza calculados para cada una de las parcelas muestran un mayor nivel de variación dentro de las procedencias en todas las parcelas salvo en Carballa y Salinas, donde se apreció un alto error experimental. Esto indica que la selección de individuos dentro de las procedencias puede proporcionar una ganancia adicional a la selección de procedencias. El porcentaje de varianza fenotípica debida a la procedencia en Bande y Ataun fue de 29 y 24%, respectivamente. En Ochagavía, Gallina, Conforcal y Vecilla apenas alcanzó el 10%. Las parcelas Carballa y Salinas fueron las únicas que mostraron un valor nulo de la varianza de la procedencia.

El número de procedencias con un comportamiento superior al de la media en la parcela variaban según la parcela de ensayo (Tabla 2) y no siempre estaban localizadas en un área concreta, según se observa en los mapas de distribución en origen de las procedencias representadas en cada parcela (Figura 4). En Carballa y Salinas no hubo ninguna procedencia con crecimientos superiores a la media. Este mismo resultado se obtuvo a los 5 y 10 años de edad. En el caso de Carballa, podría ser debido a la mala calidad de estación, según ha sido observado para esta especie por otros autores (Namkoong *et al.*, 1992). En la parcela de Salinas, con una calidad de estación media para el desarrollo de la especie, las 15 procedencias representadas tuvieron un comportamiento similar bajo esas condiciones ecológicas. La distribución de frecuencias de las variables de crecimiento (altura o diámetro) se asemejó a una normal en todas las parcelas

salvo en éstas (datos no presentados). El interés de continuar las mediciones en dichas parcelas hasta poder determinar las procedencias de mejor comportamiento en el ensayo, hizo que se descartaran para una posible clara selectiva y no se realizó el estudio de ganancias por selección.

Los valores de heredabilidad o repetibilidad de la procedencia fueron altos en Ataun (0,84) Bande (0,80), Vecilla (0,70) y Ochagavía (0,64). En estas parcelas se obtuvo un alto índice de posibilidad de mejora por selección de procedencias (K_1) sobre todo en Bande y en Ataun donde además se observaron unos valores altos del coeficiente de diferenciación entre procedencias (Tabla 3). El mayor coeficiente de variación dentro de las procedencias ($CV\%$) se obtuvo en Carballa (51.8%), Vecilla (43%) y Gallina (36%) aunque en general todas las parcelas mostraron una alta variabilidad genética dentro de las procedencias siendo Ochagavía la que presentó el menor valor, con $CV\% = 20\%$.

La densidad de árboles a seleccionar en cada parcela se mostró inversamente relacionado con el valor de la ganancia, aunque no afectó al ranking entre estrategias de selección (Figura 2). Los mayores valores de ganancia se obtuvieron con la selección de los mejores árboles dentro de las mejores procedencias, salvo en Conforcal. En esta parcela la heredabilidad de la procedencia tuvo un valor cercano a la heredabilidad dentro de procedencias. En Ochagavía, la diferencia de ganancia entre los métodos de selección fue muy pequeña. En las parcelas de Bande y Ataun la selección de los mejores árboles dentro de las mejores procedencias proporcionó un valor de ganancia esperada de casi el doble que en los otros métodos, alcan-

Tabla 3. Componentes de la varianza, heredabilidades y coeficientes de diferenciación y de variación de las procedencias en cada una de las parcelas del ensayo de procedencias de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en el norte de España

Parcela	x	μ	σ_p^2	σ_e^2	σ_b^2	h_b^2	h_p^2	K_1	Q_{st}	CV%
Ataun	D	130,2	632,7	235,6	1.712,0	0,26	0,84	0,32	0,44	31,8
Ochagavía	D	144,4	99,6	126,7	890,6	0,24	0,64	0,09	0,19	20,7
Salinas	D	90,6	0,0	1.135,0	871,1	0,24	0,00	0,00	0,00	32,6
Bande	H	570,4	1.7885,0	11.958,0	30.440,0	0,34	0,80	0,42	0,51	30,6
Carballa	H	290,7	0,0	43.121,0	22.724,0	0,32	0,00	0,00	0,00	51,8
Conforcal	H	806,3	6.968,2	27.292,0	65.656,0	0,23	0,19	0,07	0,15	31,8
Gallina	H	649,6	7.397,8	14.547,0	54.776,0	0,25	0,47	0,09	0,21	36,0
Vecilla	H	565,6	7.288,2	4.973,0	59.168,0	0,23	0,70	0,11	0,22	43,0

x: representa la variable analizada [diámetro (D) o altura (H)]. μ : valor medio de la variable en el ensayo. σ_p^2 , σ_b^2 y σ_e^2 : varianzas entre procedencias, dentro de procedencias, y del error del modelo, respectivamente. h_b^2 y h_p^2 : heredabilidades dentro y entre procedencias. K_1 : posibilidad de mejora por selección de procedencias. Q_{st} : coeficiente de diferenciación entre procedencias. CV%: coeficiente de variación dentro de ellas.

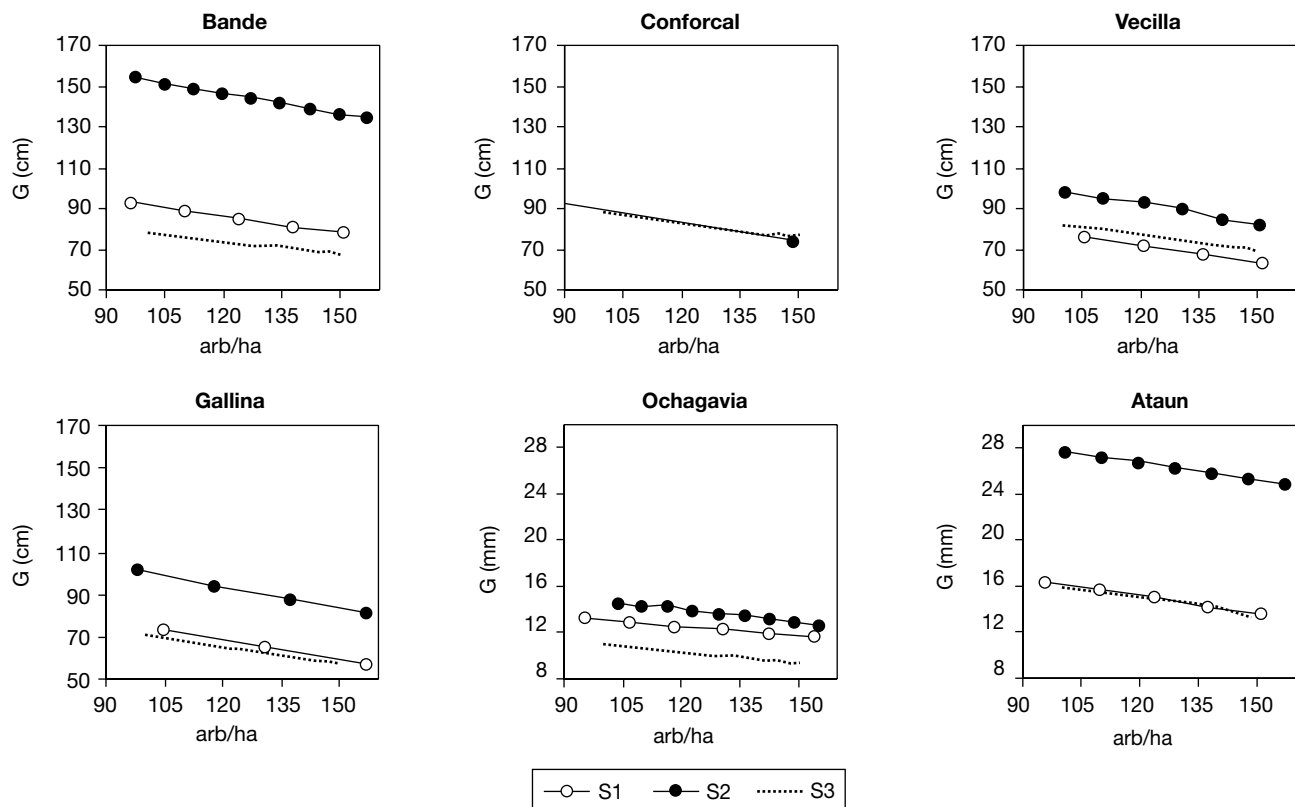


Figura 2. Ganancia absoluta que se espera obtener con los tres métodos de selección, en cada una de las parcelas de ensayo de procedencias de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, en las variables de crecimiento analizadas (altura en Bande, Conforcal, Vecilla y Gallina; diámetro en Ataun y Ochagavía). Se representa los valores de ganancia para un rango de 100 a 150 árboles semilleros por hectárea. Los métodos de selección comparados son: S1, selección de los mejores árboles en todas las procedencias; S2, selección de los mejores árboles en las mejores procedencias; S3, selección masal.

zando valores del 25% y 20% respectivamente (Tabla 4). En estas dos parcelas la densidad final de árboles en el rodal afectó muy poco a la ganancia esperada, siendo el método de selección utilizado el que marcó la diferencia. La ganancia esperada por selección en Vecilla y Gallina alcanzó valores de 17 y 14% respectivamente. En estas parcelas la ganancia obtenida con el primer método de selección para 100 árboles por hectárea fue similar a la obtenida con el segundo método de selección para 150 árboles por hectárea.

El número de árboles por unidad experimental asociado a la densidad deseada varió entre 4 y 24 según la parcela y el método de selección (Tabla 4). La selección en Conforcal está supeditada al diseño del ensayo por tener apenas 3 árboles por unidad experimental. A nivel práctico no sería posible la selección por unidad experimental en todas las procedencias a no ser que se deje una densidad igual o superior a 200 árboles por ha, por lo que en su caso no se ha consi-

derado el método de selección de los mejores árboles dentro de cada una de las procedencias.

Se demostró que las estrategias de selección son sensibles al valor de la heredabilidad individual y en algunos casos se podría alterar el ranking entre los métodos de selección comparados (Figura 3). Así, para una densidad fija de árboles por hectárea, se observó una relación lineal positiva entre el porcentaje de ganancia y el valor de heredabilidad individual. El método de selección masal fue el que se vio más afectado por el valor de h^2 . En la parcela de Ataun el valor de h^2 afectó de la misma manera a los tres métodos de selección sin variar el ranking entre estrategias. En el resto de las parcelas el valor de h^2 afectó de manera distinta a los métodos de selección y se produjo un cambio de ranking. En Bande hubo un ligero cambio de ranking partir de $h^2 > 0,3$. En Conforcal se observó mayor ganancia con la selección masal a partir de valores de h^2 mayores de 0,2. En Ochagavía y Vecilla, para valores de h^2 entre 0,3 y 0,4, se asemejó el porcen-

Tabla 4. Porcentaje esperado de ganancia (%G) en crecimiento (altura o diámetro) tras selección fenotípica en las parcelas de ensayo de procedencias IUFRO de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. Se asumió un valor de heredabilidad individual = 0,2. Se aporta el número de árboles a seleccionar, en función del método de selección y la densidad final

Parcela	Selección 1						Selección 2								Selección 3								
	P	n'/UE	n/ha	s/UE	i _p	%G	Ps	n'/UE	i _p	G _p	n/ha	s/ue	i _D	G _D	%G	n/ha	s/B	i	%G				
Ataun	15	43,52	96,0	7	1,5	12,2	10	63,92	0,51	10,78	100,9	11	1,47	15,8	20,87	100	109	1,7	12,19				
			109,7	8	1,4	11,6					110,1	12	1,42	15,3	20,50					137	149	1,5	11,01
			123,5	9	1,3	11,1					119,3	13	1,38	14,8	20,14					150	178	1,4	10,29
			137,2	10	1,3	10,6					128,4	14	1,34	14,4	19,81								
			150,9	11	1,2	10,2					137,6	15	1,3	14,0	19,49								
											146,8	16	1,26	13,6	19,19								
Ochagavia	33	65,8	94,9	8	1,8	8,9	18	69,85	0,71	4,53	103,5	16	1,31	9,3	9,924	100	278	1,6	7,66				
			106,8	9	1,8	8,7					110,0	17	1,27	9,1	9,751					137	381	1,4	6,81
			118,6	10	1,7	8,4					116,5	18	1,24	8,8	9,587					150	417	1,4	6,58
			130,5	11	1,7	8,2					122,9	19	1,21	8,6	9,428								
			142,3	12	1,6	8,0					129,4	20	1,18	8,4	9,275								
			154,2	13	1,6	7,8					135,9	21	1,14	8,1	9,109								
Vecilla	9	32,8	105,6	7	1,3	13,1	6	38,51	0,49	28,86	100,6	10	1,14	63,9	17,29	100	59,7	1,5	14,36				
			120,7	8	1,3	12,4					110,6	11	1,08	60,6	16,70					137	81,7	1,4	12,77
			135,7	9	1,2	11,7					120,7	12	1,03	57,5	16,16					150	89,5	1,3	12,29
			150,8	10	1,1	11,1					130,7	13	0,97	54,5	15,62								
											140,8	14	0,9	50,5	14,91								
											150,8	15	0,85	47,7	14,42								
Bande	22	43,18	109,7	8	1,4	14,6	12	50,03	0,70	74,06	97,3	13	1,23	72,7	26,18	100	160	1,7	13,61				
			123,5	9	1,3	14,0					104,8	14	1,18	70,1	25,72					137	220	1,5	12,27
			137,2	10	1,3	13,4					112,2	15	1,14	67,6	25,28					150	241	1,4	11,87
			150,9	11	1,2	12,8					119,7	16	1,10	65,2	24,87								
											127,2	17	1,06	62,9	24,46								
											134,7	18	1,02	60,6	24,07								
Conforcal	18	3,2	223,3	1	(*)	(*)	9	3,8	0,76	14,67	74,1	1	1,03	60,6	11,72	100	12,2	1,7	11,44				
											148,1	2	0,66	39,1	9,04					137	16,6	1,5	10,31
											222,2	3	0,34	20,2	6,70					150	18,2	1,4	9,97
Gallina	12	14,99	104,6	4	1,16	10,5	9	16,01	0,39	15,55	98,0	5	1,08	62,9	14,90	100	45,9	1,3	10,94				
			130,7	5	1,03	9,3					117,6	6	0,96	56,3	13,88					137	62,9	1,1	9,31
			156,9	6	0,92	8,2					137,3	7	0,86	50,2	12,94					150	68,9	1,1	8,81
											156,9	8	0,76	44,5	12,06								

P: n.º de procedencias. Ps: n.º de procedencias a seleccionar. n'/U E: media armónica del n.º de árboles por UE. s/U E: n.º de árboles a seleccionar por UE. s/B: n.º de árboles a seleccionar por bloque. n/ha: densidad final de árboles por hectárea. i_D: intensidad de selección dentro de las procedencias.; i_p: intensidad de selección entre procedencias. i: intensidad de selección masal. G_p: ganancia absoluta por selección de procedencias. G_D: ganancia absoluta por selección de fenotipos dentro de procedencias.

taje de ganancia obtenido con cualquiera de los métodos. En Gallina la selección dentro de procedencias tuvo siempre menor porcentaje de ganancia que la selección combinada, independientemente del valor de h^2 , y para valores entre 0,3 y 0,4, se igualó la ganancia esperada de la selección masal y selección combinada.

Discusión

Se pone en evidencia, una vez más, la importancia de la calidad de estación en el desarrollo de esta especie, coincidiendo con lo expresado en estudios anteriores (García-Sánchez *et al.*, 1996; Zas *et al.*, 2003). Las calidades de estación son optimas en Ataun y Ocha-

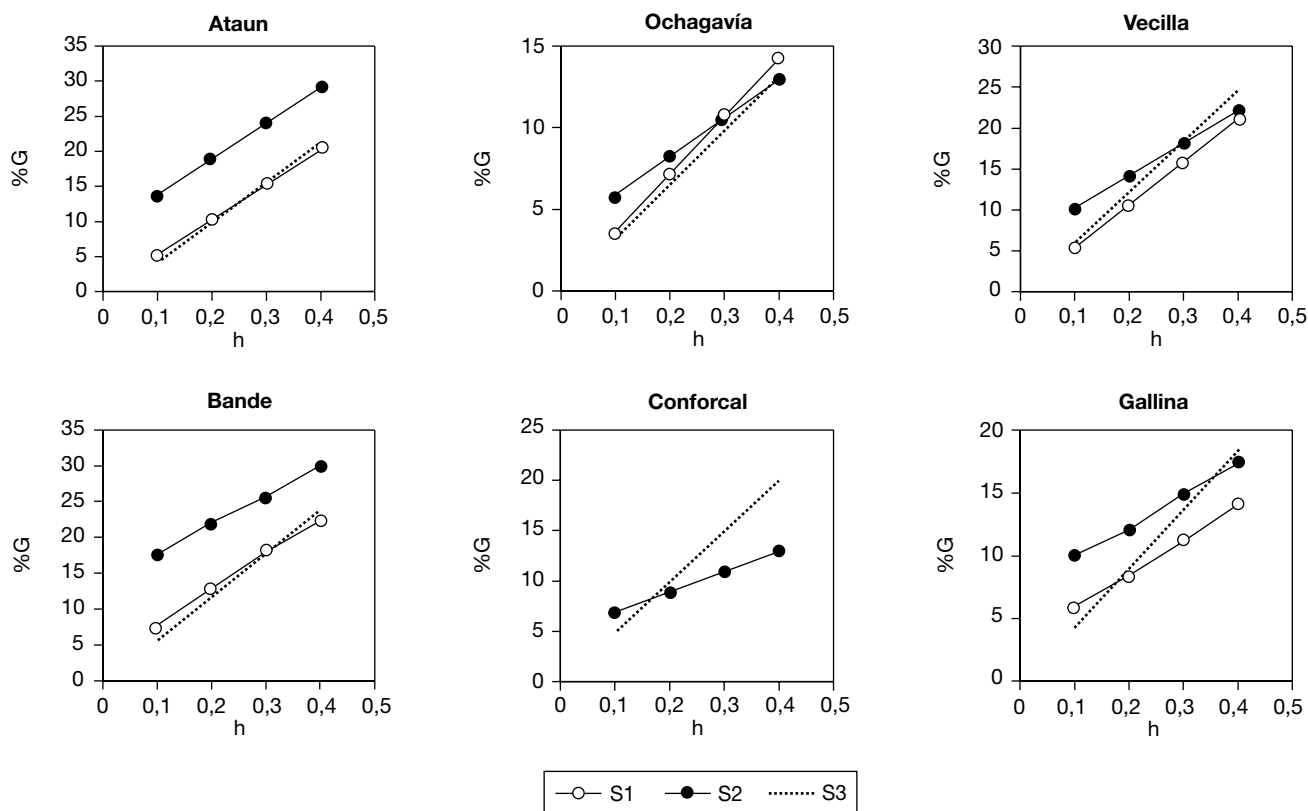


Figura 3. Sensibilidad de las tres estrategias de selección (S1, S2, S3) al valor de la heredabilidad individual ($h=0,1-0,4$), en cada una de las parcelas de ensayo de procedencias *Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco. Los valores se han calculado para una densidad fija de 150 árboles por ha, siendo %G el porcentaje de ganancia en las variables de crecimiento, asociado a cada método de selección para distintos valores de la heredabilidad individual. Los métodos de selección comparados son: S1, selección de los mejores árboles en todas las procedencias; S2, selección de los mejores árboles en las mejores procedencias; S3, selección masal.

gavía, siendo muy recomendable la utilización de *Pseudotsuga menziesii* en condiciones ecológicas similares. La capacidad productiva de la especie en la parcela de Conforcal es similar a la obtenida para esta especie en Asturias sobre algunas parcelas de repoblación (con semilla probablemente de una única región de procedencia), mientras que Bande tiene una calidad por debajo de la media observada en otras parcelas de repoblación en Galicia (García-Sánchez *et al.*, 1996). Todas las parcelas, salvo Carballa, podrían proponerse como material de base. La parcela de Carballa, está situada fuera de estación, probablemente por estar localizada a una altitud muy superior al rango recomendado (Bailly *et al.*, 1997). Las observaciones en Carballa están sugiriendo que la especie no debe plantarse en ambientes similares al del ensayo. El bajo crecimiento no es una cuestión de diferencias en el material genético, sino de distintas respuestas de un grupo parcialmente coincidente de procedencias en distintos ambientes. Es una parcela muy interesante para conservación de la espe-

cie por estar representadas 87 procedencias. La parcela de Salinas puede ser utilizada para obtención de semilla pero deberá conservar el diseño para continuar las mediciones hasta que se alcance la madurez en la masa, por ello se propone que la realización de claras se haga de manera sistemática.

La decisión de aplicar un método de selección y realizar una clara selectiva en base a caracteres de crecimiento, implica que no se puedan seguir evaluando parámetros de crecimiento en las parcelas, pues el desarrollo de cada árbol se va a ver directamente afectado por el espaciamiento irregular resultante. El hecho de que las variables de crecimiento fueran evaluadas en dichos ensayos mediante mediciones sucesivas a los 5, 10 y 15 años, demostrándose una gran estabilidad de comportamiento de las procedencias a lo largo del tiempo (Merlo, 2002; Zas *et al.*, 2004), avala la posibilidad de una selección temprana y da por finalizada la vigencia del ensayo para selección de procedencias en base a caracteres de crecimiento. Por otro lado, es

necesario continuar con la evaluación de otros parámetros de gran interés para esta especie, como fecha de brotación, defectos de forma y calidad de madera, sobre todo en aquellas procedencias previamente seleccionadas por su crecimiento y estabilidad de comportamiento (Zas *et al.*, 2003). Estos otros parámetros, actualmente sin evaluar, están menos influenciados por el espaciamiento irregular que ya existe actualmente, en algunas parcelas como en Gallina, o el que se provocaría al aplicar la clara selectiva asociada a una estrategia de selección determinada. Para poder continuar la evaluación es necesario conservar la estructura de procedencia, y debería darse preferencia a los dos primeros métodos de selección frente a la selección masal. Desde un punto de vista práctico, la eliminación de procedencias completas implica la apertura de grandes huecos en la parcela (UE cuadradas de 27×27 m), salvo en Conforcal, donde la UE es de 5 árboles. Cuando el número de procedencias a eliminar es muy alto esto puede interferir en la continuidad del futuro rodal y en el proceso de polinización.

El método más apropiado de selección en cada parcela va a depender de diversos factores. En el caso de Ochagavía es una parcela con buenos crecimientos, gran calidad de estación y donde están representadas un mayor número de procedencias (33), después de Carballa. La varianza entre procedencias sólo representó un 8% de la varianza fenotípica y la varianza dentro de procedencias fue el 80% (Tabla 3). Esto incitaría a mantener el total de las procedencias en la parcela e inclinarse a seleccionar los mejores árboles de todas las procedencias, perdiendo apenas un 1% de ganancia frente a la que se obtendría seleccionando los mejores árboles de las mejores procedencias (Tabla 4). Por otro lado, es la parcela donde la selección, sea cual fuere la estrategia, aportaría menor porcentaje de ganancia (<9%). Este hecho y el alto interés de la parcela como ensayo genético, plantea la posibilidad de mantener el diseño del ensayo para futuras evaluaciones que nos ayuden a completar los estudios de correlación juvenil-adulto y de diversidad. Por ello, se propone realizar una clara sistemática que no altere el diseño de la parcela, sin que impida al mismo tiempo que se realice recogida de semilla en la masa.

En Vecilla y Gallina más de un 70% de la varianza fenotípica correspondió a la varianza dentro de procedencias y menos de un 10% a la varianza entre procedencias. La posibilidad de mejora por selección de procedencias fue muy baja ($K1 < 0,15$). La ganancia esperada por selección entre el primer y segundo mé-

todo no fue muy diferente y podría equipararse en función del número de árboles seleccionados (Tabla 4). Esto, unido al inconveniente de abrir grandes huecos en la parcela, hace que recomendemos el primer método de selección, es decir dejar todas las procedencias y seleccionar los mejores árboles dentro de cada una de ellas. Además, en estas dos parcelas fue donde se mostró más variabilidad dentro de las procedencias y por tanto será mayor la efectividad de la selección de fenotipos dentro de cada procedencia para la utilización de semilla en condiciones similares. En algunos casos se ha demostrado que la adaptación individual (homeostasis) puede imponerse por encima del patrón de variación de la procedencia, dado el alto nivel de heterocigosis existente en esta especie (Kleinschmit y Bastien, 1992). En nuestro caso, los individuos menos adaptados serán eliminados. La hibridación se realizará entre individuos fenotípicamente adaptados a las condiciones locales, y por tanto las progenies estarán adaptadas para su utilización como material forestal de reproducción en condiciones ecológicas similares a las de la parcela.

La parcela de Conforcal tiene unas características de diseño que permite la eliminación de procedencias completas sin dejar huecos grandes en la masa. Sin embargo el porcentaje de varianza entre procedencias apenas alcanzó el 7% de la varianza fenotípica y es la parcela con una repetibilidad de procedencia más baja y con el menor índice de posibilidad de mejora por selección de procedencias (Tabla 3). Por ello, se recomienda realizar una selección masal sin tener en cuenta el diseño del ensayo.

En Ataun y Bande se consigue un mayor porcentaje de ganancia mediante la selección de los mejores árboles dentro de las mejores procedencias. En estas parcelas el porcentaje de la varianza entre procedencias fue alto, así como la heredabilidad o repetibilidad de procedencias y además la ganancia esperada con este método fue muy superior a la obtenida con los otros métodos de selección. Sobre las procedencias seleccionadas en base a caracteres de crecimiento se continuarán las evaluaciones de otros parámetros de mejora para la especie.

La variabilidad genética de las masas de *Pseudotsuga menziesii* es un factor importante a tener en cuenta, cuando se discute el uso de estos ensayos como fuentes de semilla (Christophe y Birot, 1979). El coeficiente de variación ($CV\%$), que estima la variabilidad genética dentro de procedencias fue alto (>20%), con valores que superan a los obtenidos por St. Clair

(1994) para las mismas variables en un ensayo genético de esta especie, a los 18 años de edad (10-15%). Esto pone en evidencia la posibilidad de mejora por selección dentro de las procedencias. Conclusiones similares se obtuvieron para esta misma especie sobre dos poblaciones costeras de Oregón, en caracteres asociados a la tolerancia al frío (Anekonda *et al.*, 2000). Los valores obtenidos (Tabla 3) son superiores a los estimados para el crecimiento en altura en ensayos de procedencias de pino silvestre (23,5%-24,6%) (Bastien y Alía, 2000) salvo en Ochagavía, donde la variabilidad observada es ligeramente inferior. Cuando la diferenciación observada entre procedencias es alta y la calidad de estación también es cuando se obtiene el mayor porcentaje de ganancia. Se observaron unos coeficientes de diferenciación entre procedencias muy superiores a los observados con estudios de marcadores moleculares ($F_{st} = 0,03$) entre poblaciones de una misma procedencia. La diferenciación entre procedencias en Bande y Ataun es la más alta y está dentro del rango de valores estimados para pino silvestre (0,25-0,70, Bastien y Alía, 2000). En el resto de las parcelas el coeficiente de diferenciación es menor y coincide con valores observados para el crecimiento en ensayos de procedencias de *Pinus halepensis* (Alía *et al.*, 1999b). En un trabajo posterior, sería interesante realizar una estimación global del coeficiente de variación y de la diferenciación cuantitativa sobre las procedencias comunes en el conjunto de las parcelas, en los distintos caracteres adaptativos (supervivencia, crecimiento, brotación, calidad de madera) y poder relacionar estos parámetros con características ecológicas de la zona de origen y estudios de variabilidad genética utilizando marcadores moleculares neutrales, no afectados por procesos selectivos.

La selección propuesta resultará en una población formada por los individuos que han ofrecido una mejor respuesta en crecimiento en las condiciones ambientales locales. La ganancia asociada a la selección de fenotipos sólo será efectiva si se utiliza la semilla dentro de unas condiciones ecológicas similares a las que se encuentra cada ensayo. Por tanto, la semilla obtenida deberá ser recomendada para su uso dentro de la misma Región de Identificación y Utilización de Material Forestal de Reproducción (RIU) en la que esté localizada la parcela (Figura 1). Los árboles seleccionados para la producción de semilla deberán ser marcados sobre el terreno. Inicialmente se deberá realizar una clara de baja intensidad favoreciendo a los árboles seleccionados para aumentar la iluminación y

favorecer el crecimiento en anchura de la copa. Se puede incluso realizar la poda de la mitad superior de la copa (trasmocha) con idea de favorecer la recogida de piñas. La clara selvícola hasta llegar a la densidad final deberá llevarse a cabo paulatinamente en dos o tres fases.

La semilla se recogerá de los árboles marcados, pero inicialmente existirá un aporte de polen de los otros árboles del rodal. Por tanto, hasta que no se llegue a la densidad final, la ganancia aportada por la semilla será menor que la ganancia esperada. El material propuesto como material de base se podrá gestionar de manera intensiva aplicando técnicas de inducción floral para acelerar y aumentar el proceso de fructificación (Merlo *et al.*, 1997). Incluso se podrá poner en marcha una gestión a largo plazo para permitir una producción continuada de semilla (Merlo, 2002; Merlo *et al.*, 2002). Mediante dichas técnicas se consigue una producción que puede oscilar entre 120 y 300 gramos de semilla por árbol. El rendimiento en semilla del rodal variará entre 11 y 27 kilogramos de semilla por hectárea en función del año y del número de pies semilleros. Con un kilogramo de semilla pueden producirse 25.000 plantas (CEMAGREF, 1982) y, por tanto, podrían repoblarse hasta 16 hectáreas, a una densidad de plantación de 1.500 plantas. Así, por cada 200 árboles seleccionados, se podrían repoblar de 176 a 432 hectáreas de terreno.

La posibilidad de obtener nuevas combinaciones de procedencias por hibridación espontánea en dichos ensayos se valora positivamente. Estas combinaciones espontáneas proporcionarán variedades artificiales adaptadas a las condiciones ecológicas del ensayo. La hibridación es una importante técnica utilizada en los programas de mejora (Gerhold y Park, 1986; Park y Gerhold, 1986). En *Pinus taeda*, el cruzamiento entre procedencias incrementa la diversidad genética asociada a la variación ambiental y consigue aumentar la resistencia a *Cronartium quecunum*, indicando una posible heterosis de los híbridos (Schmidtling y Nelson, 1996). Los principales beneficios de la hibridación entre procedencias son la combinación de caracteres de interés, la ampliación del rango de utilización y la producción de una población con una gran variabilidad genética que asegure la optimización de ganancias en sucesivas generaciones de mejora. En el caso concreto de *Pseudotsuga menziesii* se ha puesto en evidencia la superioridad de los híbridos entre procedencias y los resultados avalan el gran potencial que ofrece la utilización de híbridos en el plan

de mejora de esta especie (Braun, 1999; Rehfeldt, 1977). Actualmente algunos institutos de mejora están aprovechando la variación entre procedencias para obtener mayores ganancias de crecimiento en *Pseu-*

dotsuga menziesii y empiezan a combinar distintas poblaciones (Johnson, 1998).

Otra de las dudas planteadas en esta propuesta es la posible aparición de caracteres recesivos por la com-

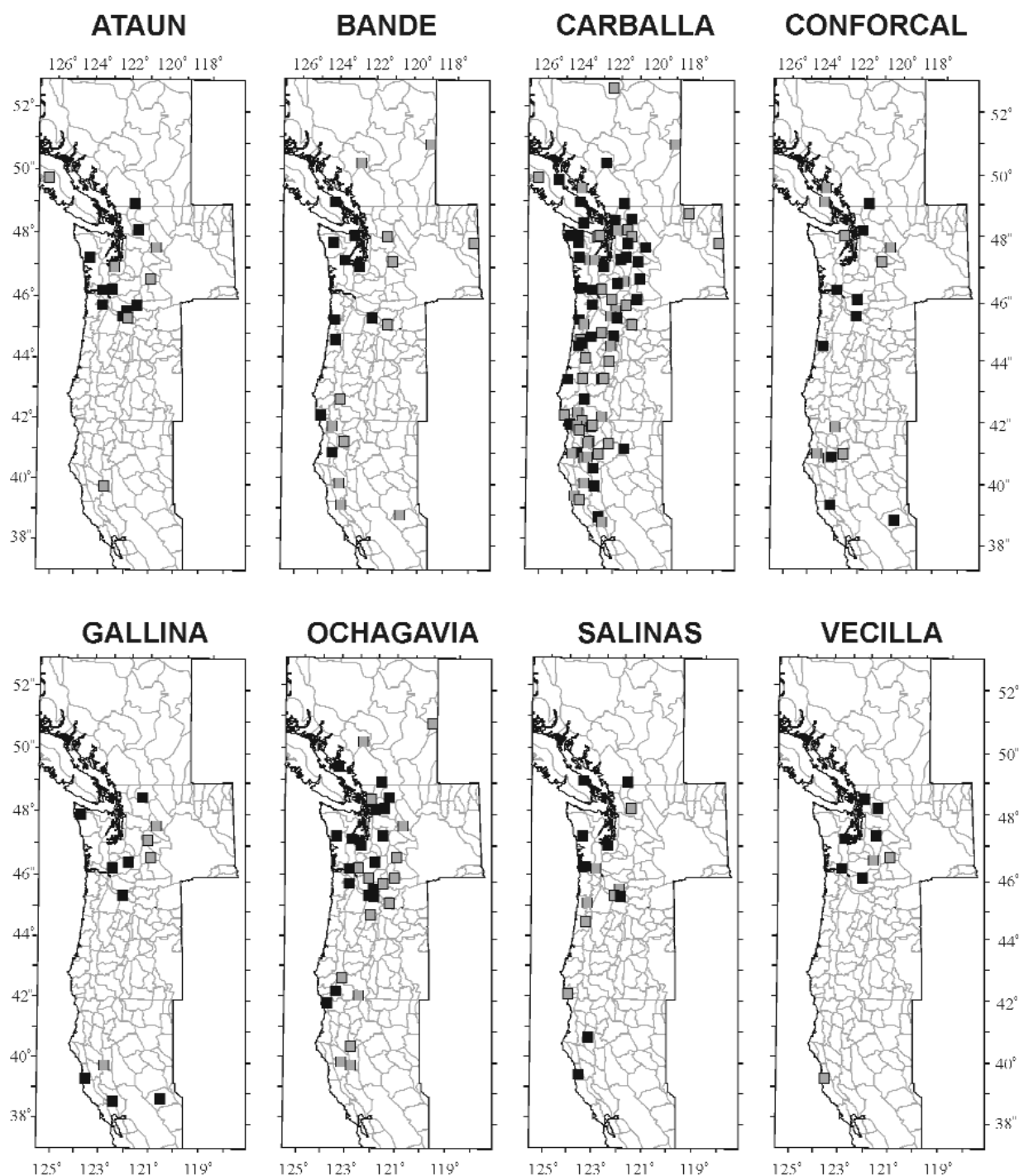


Figura 4. Mapas de la costa del Pacífico desde la Columbia Británica hasta California donde se representa el origen de las procedencias de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco existentes en cada una de las parcelas de ensayo, localizadas en el norte de España. Se resaltan en negro aquellas procedencias con valores de crecimiento superiores al valor medio en cada ensayo.

binación de procedencias muy alejadas en origen. Creemos que esto es poco probable, puesto que las poblaciones representadas en nuestras parcelas están dentro de un área continua de distribución de la especie donde existe un gran intercambio de polen y una alta probabilidad de recombinación entre ellas. Así, el nivel de heterogeneidad observado en numerosas procedencias estudiadas muestran valores muy altos (Kleinschmit y Bastien, 1992; Loopstra y Adams, 1989). En el caso de la parcela de Bande, según podemos observar en la Figura 4, las procedencias superiores a la media se localizan en el área costera donde se ha comprobado que existe un gran flujo genético. En el caso de Ataun, la mayoría de las procedencias superiores a la media se encuentran en la zona del oeste de Washington, al igual que en Vecilla (salvo por una procedencia que podría considerarse para eliminar). En las parcelas de Conforcal, Gallina y Ochagavía existen procedencias más dispersas y convendría tener más cuidado y observar el comportamiento inicial de las progenies.

Agradecimientos

Los autores agradecen a todo el personal de Lourizán que hizo posible la instalación de la red de ensayos de procedencias de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en España y toma de datos de los mismos. En particular a los anteriores coordinadores de los proyectos de investigación sobre los que se ha desarrollado el programa de mejora de esta especie, F. Molina, G. Toval y G. Vega. Asimismo agradecen a los revisores las observaciones realizadas y correcciones propuestas que han permitido mejorar el manuscrito.

Referencias

- ALÍA R., GALERA R., MARTÍN S., AGÚNDEZ D., MIGUEL J.D., IGLESIAS S., 1999a. Mejora genética y masas productoras de semilla de los pinares españoles. Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentación. Monografías INIA Forestal No.1. Madrid, 239 pp.
- ALÍA R., AGÚNDEZ D., GÓMEZ A., NOTIVOL E., BUENO M.A., 1999b. Comparación de niveles de diversidad en caracteres cuantitativos e isoenzimas en poblaciones de Pino carrasco. Congreso de Ordenación y Gestión Sostenible de Montes, Santiago de Compostela. Vol. 2, pp. 571-578.
- ANEKONDA T.S., ADAMS W.T., AITKEN S.N., NEALE D.B., JERMSTAD K.D., WHEELER N.C., 2000. Genetics of cold hardiness in a cloned full-sib family of Coastal Douglas-fir. *Can J For Res* 30(5), 837-840.
- BAILLY A., BIGOT M., CHAMPS J., CHANTRE G., GAUNTRY J.Y., GUINAUDEAU F., LAURIER J.P., MICHAUD D., PAIN O., PÂQUES M., 1997. Le Douglas. Afocel. Paris, 416 pp.
- BASTIEN C., ALÍA R., 2000. What might be useful measures of genetic variability for adaptive traits within populations of Scot-Pine? *Invest Agrar: Sist Recur For. Fura de Serie*(1), 97-110.
- BRAUN H., 1999. Douglas-fir breeding in Saxony. *Silvae Gen* 48(2), 69-77; 7 ref.
- CAMPBELL R.K., ECHOLS R.M., STONECYPHER R.W., 1986. Genetic variances and interactions in 9-year-old Douglas-fir grown at narrow spacings. *Silvae Gen* 35(1), 24-32.
- CEMAGREF, 1982. Les semences forestières. Note technique du CEMAGREF 48.
- CHRISTOPHE C., BIROT Y., 1979. Genetic variation within and between populations of Douglas fir. *Silvae Gen* 28(5-6), 197-206.
- ELDRIDGE K.E.B.P.F.S., 1995. Eucalypt base populations for selection. CRC for Temperate Hardwood Forestry-IUFRO, Hobart. pp. 204-207.
- ERIKSSON G., EKBERG I., 2001. An Introduction to Forest Genetics. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, Sweden, 166 pp.
- FALCONER D.S., 1989. Introduction to Quantitative Genetics. Longman Scientific & Technical. Third ed. New York, 438 pp.
- FERRARIS P., 1993. Adattamento e accrescimento di diverse provenienze di douglasia del nord America: osservazioni in un impianto comparativo di 22 anni. *Annali dell'Istituto Sperimentale per la Selvicoltura* 24, 63-78.
- GARCÍA-SÁNCHEZ S., RODRÍGUEZ-SOALLEIRO R., ÁLVAREZ-GONZÁLEZ J.G., GONZÁLEZ-COSTAS R., VEGA-ALONSO G., 1996. Primeros resultados de crecimiento de plantaciones de 15 a 30 años de Abeto Douglas [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco] en el Noroeste de España. *Invest Agrar: Sist Recur For* 5(2), 231-241.
- GERHOLD H.D., PARK Y.S., 1986. Population hybridization in Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.): II. Combining ability comparisons. *Silvae Gen* 35(5-6), 195-201.
- GONZÁLEZ-MARTÍNEZ S.C., ALÍA R., GIL L., 2002. Population genetic structure in a Mediterranean pine (*Pinus pinaster* Ait.): a comparison of allozyme markers and quantitative traits. *Heredity* 89, 199-206.
- GONZÁLEZ-MARTÍNEZ S.C., GERBER S., CERVERA M.T., MARTÍNEZ-ZAPATER J.M., GIL L., ALÍA R., 2003. Selfing and sibship structure in a two-cohort stand of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) using nuclear SSR markers. *Annals of Forest Science* 60, 19-25.
- HAMILTON G.J., CHRISTIE G.J., 1971. Forest management Tables. Forestry Commission Booklet nº 34. London, 201 pp.
- HILL J., BECKER B.C., TIGERSTEDT P.M.A., 1998. Quantitative and ecological aspects of plant breeding. Chapman and Hall. London. United Kingdom, 275 pp.

- JOHNSON G.R., SNIEZKO R.A., MANDEL N.L., 1997. Age trends in Douglas-fir genetic parameters and implications for optimum selection age. *Silvae Gen* 46(6), 349-358.
- JOHNSON R., 1998. Breeding design considerations for Coastal Douglas-fir. General Technical Report Pacific Northwest Research Station No. 411. Portland, OR, 34 pp.
- KLEINSCHMIT J., BASTIEN J.C., 1992. IUFRO's role in Douglas-fir [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco] tree improvement. *Silvae Gen* 41(3), 161-173.
- KLEINSCHMIT J., SVOLBA J., 1997. Results of Douglas-fir provenance trials with special attention for Douglas-fir damage. *Mitteilungen aus der Forstlichen Versuchsanstalt Rheinland Pfalz* 41-97, 128-144.
- KREMER A., ZANETTO A., DUCOUSSO A., 1997. Multi-locus and multitrait measures of differentiation for gene markers and phenotypic traits. *Genetics* 145, 1229-1241.
- KWESIGA F., 1994. Performance on fifteen provenances of *Gliricidia sepium* in eastern Zambia. *For Eco Man* 64(2-3), 166-170.
- LOOPSTRA C.A., ADAMS W.T., 1989. Patterns of variation in first-year seedling traits within and among Douglas-fir Breeding zones in southwest Oregon. *Silvae Gen* 38(5-6), 235-243.
- MERLO E., 2002. Optimización del proceso de obtención de semilla y su aplicación en el ciclo de mejora genética de *Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid, 180 pp.
- MERLO E., MOO C., PHILIPPE G., 1997. Aplicaciones técnicas de inducción floral en *Pseudotsuga menziesii*. II Congreso Forestal Español, Irati. Vol. III, pp. 413-417.
- MERLO E., ZAS R., FERNÁNDEZ-LÓPEZ J., 2002. The efficiency of flower induction techniques in a Douglas-fir IUFRO provenance trial to produce local forest reproductive material. IUFRO International Symposium Pacific Temperate Conifers as Native and Introduced Species, Genetics and Sexual Reproduction, Orleans, France.
- NAMKOONG G., USANIS R.A., SILEN R.R., 1992. Age-related variation in genetic control of height growth in Douglas-fir. *Theoretical and applied Genetics* 42(4), 151-159.
- NANSON A., 1972. The provenance seedling seed orchard. *Silvae Gen* 21(6), 243-249.
- PARK Y.S., GERHOLD H.D., 1986. Population hybridization in Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.): I. Genetic variance components and heterosis. *Silvae Gen* 35(4), 159-165.
- REHFELDT G.E., 1977. Growth and Cold Hardiness of intervarietal hybrids of Douglas-fir. *Theoretical and Applied Genetics* 50, 3-15.
- SCHMIDTLING R.C., NELSON C.D., 1996. Interprovenance crosses in loblolly pine using selected parents. *For. Gen* 3(1), 53-66.
- SORENSEN F., WHITE T., 1988. Effect of natural inbreeding on variance structure in test of wind-pollination Douglas-fir progenies. *For Sci* 34(1), 102-118.
- ST CLAIR J.B., 1994. Genetic variation in tree structure and its relation to size in Douglas-fir. I. Biomass partitioning, foliage efficiency, stem form, and wood density. *Can J For Res* 24(6), 1226-1235.
- STONECYPHER R.W., 1992. Computational methods. In: *Handbook of Quantitative Forest Genetics*. Fins, L. *et al.*, (eds). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands, pp. 195-228.
- TOVAL HERNÁNDEZ G., VEGA ALONSO G., PUERTO ARRIBAS G., JENKINSON J.L., 1993. Screening Douglas-fir for rapid early growth in common-garden tests in Spain. General Technical Report Pacific Southwest Research Station 146, 43 pp.
- VEGA ALONSO G., PUERTO G., RODRÍGUEZ R., VEGA P., GONZÁLEZ M., 1993. La introducción de *Pseudotsuga menziesii* en el norte de España. I Congreso Forestal Español, Lourizán. Vol. II, pp. 65-69.
- VEGA ALONSO G., RODRÍGUEZ SOALLEIRO R., ARENAS RUIZ S.G., GARCÍA SÁNCHEZ S., MANSILLA VÁZQUEZ P., VEGA ALONSO P., RUIZ GONZÁLEZ A.D., 1998. Manual de Selvicultura del Pino de Oregón. Universidad de Santiago de Compostela. Proxecto Collumela. Santiago de Compostela, 84 pp.
- VERRYN S.D., HETTASCH M.H., PIERCE B.T., 2002. Optimising Tree Breeding Strategies Course Manual. Environmentek, CSIR. Pretoria, South Africa.
- ZAS R., 2001. Estudio nutricional de las repoblaciones de *Pinus radiata* D. Don y *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco en tierras agrarias en Galicia. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid. Madrid, 227 pp.
- ZAS R., MERLO E., DÍAZ R., FERNÁNDEZ-LÓPEZ J., 2003. Stability across sites of Douglas-fir provenances in northern Spain. *For Gen* 10(1), 71-82.
- ZAS R., MERLO E., DÍAZ R., FERNÁNDEZ-LÓPEZ J., 2004. Relative growth trend as an early selection parameter in a Douglas-fir provenance test. *For Sci* 50(4), 518-526.